伤齿龙类研究中国之贡献

孙敬文

伤齿龙类（Troodontids）是一类似鸟的兽脚类恐龙，它们的化石目前主要发现于北半球的亚洲与北美洲，地质时代横跨侏罗纪与白垩纪。由于早期发现的伤齿龙类化石大都较为零碎，并且不完整，阻碍了我们对于伤齿龙类的全面认识，使得伤齿龙类一直保持着神秘。20世纪80年代以来，出自中国的完整精美的伤齿龙类化石不断涌现，这些精美的化石极大地丰富了我们对于伤齿龙类这一神秘的兽脚类恐龙的认识，拨开了它们神秘的面纱；通过对这些精美的化石的研究，古生物学家发现伤齿龙类与鸟类有着千丝万缕的联系，系统发育分析表明它们与驰龙类（Dromaeosaurids）一起组成了鸟类的姊妹群——恐爪龙类（Deinonychosauria）。本文简要回顾20世纪80年代以来中国的伤齿龙类研究与贡献。

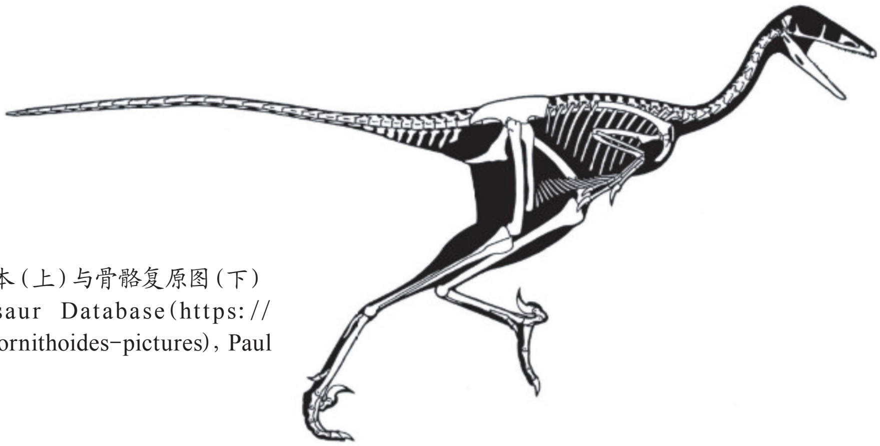
曙光初现——中-加恐龙计划

由加拿大Ex Terra基金会赞助，来自加拿大与中国的古生物学家共同参与的中-加恐龙计划（China-Canada Dinosaur Project），是亚洲地区开展的最大规模的古生物学联合考察之一。在这次大规模考察中，我国和加拿大的古生物学家的足迹遍及我国新疆和内蒙古地区的重要恐龙化石产地，正是在这次联合考察中，古生物学家发掘出了我国第一批伤齿龙科恐龙化石，拉开了中国伤齿龙类研究的序幕。

1988年，中-加考察团队于我国内蒙古自治区鄂尔多斯盆地下白垩统伊金霍洛组（Ejinhoro Formation）中发现一具保存十分完好的小型恐龙化石。Russell和董枝明老师于1993年描述了这件标本，根据其特征，将其归入伤齿龙科，建立了新属种杨氏中国鸟脚龙（*Sinornithoides youngi*），这件标本是当时全球发现的最完整的伤齿龙科恐龙化石，同时杨氏中国鸟脚龙也是我国发现并命名的第一个伤齿龙科恐龙属种。Currie和董枝明老师于2001年对杨氏中国鸟脚龙的标本进行了进一步的描述与研究，他们指出晚白垩世伤齿龙科所具有的一些自近裔特征在早白垩世的中国鸟脚龙身上虽然没有完全发展但已经出现，基于此，他们认为在白垩纪以前伤齿龙科可能就拥有了一段较长时间的独立演化历史。

同年，中-加恐龙计划考察团队于内蒙古包音满达乎乌兰素海组（Wulansuhai Formation）发现一个近乎完整的小型恐龙的左后肢化石，Currie and Peng （1994）对其进行了描述，认为其代表着一个蒙古蜥鸟龙（*Saurornithoides mongoliensis*）的幼年个体，根据这件标本的骨骼愈合程度，研究者认为伤齿龙科在出生时就已经发育良好，幼年伤齿龙可能不需要父母过多的照顾。2011年，徐星等学者对这件标本进行了进一步的形态学分析与对比，并结合组织学研究对其个体发育阶段进行判断，结果表明该标本并不是蒙古蜥鸟龙亦或是同一地点发现的临河猎龙（*Linhevenator tani*）的幼年个体，根据其





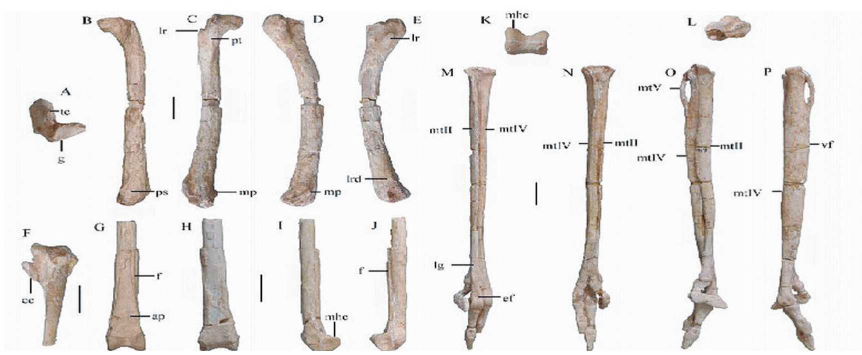
杨氏中国鸟脚龙的正型标本（上）与骨骼复原图（下）（图片引自：The Dinosaur Database（https://dinosaurpictures.org/Sinornithoides-pictures），Paul（2016））

独特的特征，研究者建立了新属种柯氏菲利猎龙（*Philovenator curriei*），这一发现丰富了我们对于白垩纪晚期伤齿龙类多样性的认识。

热河生物群——化石宝库带来更多的认识

在过去的20年中，热河生物群中发现了数量众多保存精美的各类动植物化石，其中就包括数量众多保存精美的伤齿龙科恐龙化石，这些精美的伤齿龙类化石的发现，对我们确定伤齿龙类分类地位，了解它们的生活习性发挥了重要作用。

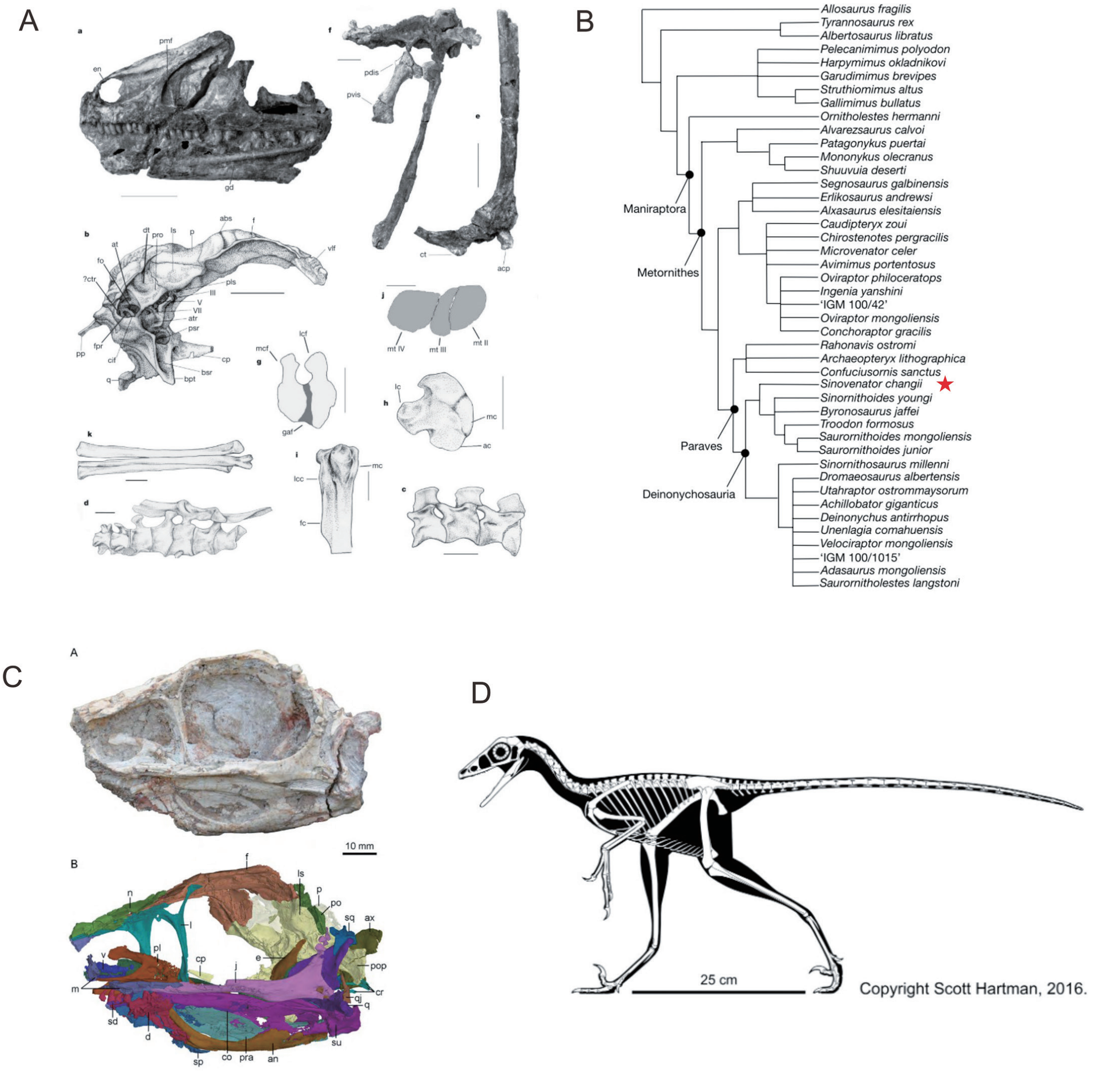
2002年，徐星等学者报道了产自辽宁省义县组（Yixian Formation）中的一件伤齿龙



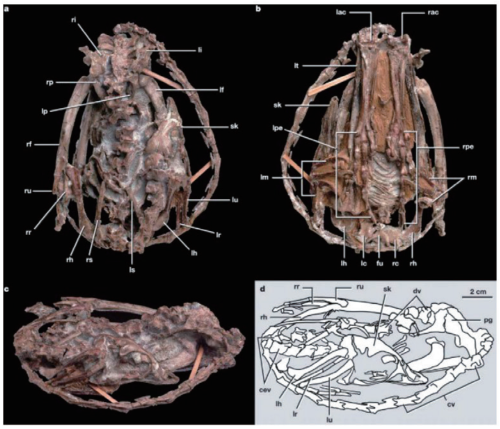
菲利猎龙的正型标本（图片引自：Xu et al.（2011））

类化石，建立了伤齿龙类新属种张氏中国猎龙（*Sinovenator changii*）（复原图见封面，王一凡绘）。张氏中国猎龙缺乏一些进步的伤齿龙类的典型特征（例如：球状的副蝶骨囊、数量众多具有大型锯齿的牙齿、空心的基翼突等），同时，它还具有一些驰龙科以及鸟翼类的特征（例如：后伸型耻骨，肩胛乌喙骨的肱骨关节盂朝向侧向），而这些特征在进步的伤齿龙类上已经消失；作者对中国猎龙进行了系统发育分析，结果显示，中国猎龙位于伤齿龙科系统树中最基干的位置，在系统发育分析获得的严格合意树中，伤齿龙科与驰龙科构成了姊妹群的关系，这与之前的一些假说不谋而合，为这个分类位置假说提供了有力的支持。张氏中国猎龙的发现刷新了学界对于基干伤齿龙类形态特征的认识，它的发现表明，基干伤齿龙类不具有进步伤齿龙类一些较为独特的特征，而是具有驰龙类和原始鸟类相似的特征，这证明它们三者之间可能存在着较为紧密的

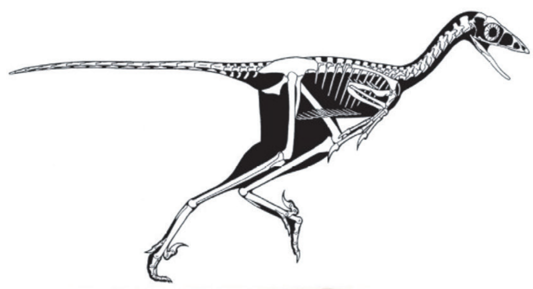
A: 张氏中国猎龙的正型标本；B: Xu et al.（2002）中的系统发育分析结果，中国猎龙的系统发育位置如红星所示；C: Yin et al.（2018）描述的保存完好的头骨标本（上），以及其CT扫描图（下）；D: 中国猎龙的骨骼复原图（图片引自：Xu et al.（2002），Yin et al.（2018），DR. SCOTT HARTMAN′S SKELETAL DRAWING.COM（https://www.skeletaldrawing.com/））



A



B



C



A: 呈现出类似现代鸟类睡眠姿势的寐龙正型标本; B: 寐龙的骨骼复原图; C: 处于睡眠状态的加拿大雁（图片引自: Xu and Norell（2004），Paul （2016），百度图片（https://image.baidu.com/））

联系，这为伤齿龙类分类地位的确定提供了更加清晰的线索，拨开了伤齿龙类分类地位问题答案的神秘面纱。此后，Yin et al.（2018）描述了一件新的保存较为完好的中国猎龙头骨化石，利用CT扫描技术，更为详细深入地描述了中国猎龙的头骨特征。这件新的标本表明，中国猎龙的脑颅特征状态虽然介于进步的伤齿龙类与非伤齿龙类的近鸟类之间，但是并没有之前所认为的那样原始，同时这件精美的化石还展现出了一些有价值的新的伤齿龙科解剖学特征（方骨与方颧骨关节特征、镫骨特征、上翼骨特征、寰椎肋特征）。

2004年，徐星和Norell描述了产自下白垩统义县组的一件精美的伤齿龙科化石，建立伤齿龙科新属种寐龙（*Mei long*），这件标本整体呈立体的3D保存，有趣的是，这件化石展现出与现代鸟类睡眠姿势十分相似的姿势，这表明鸟类的一些特征（包括一些行为特征）在恐龙中就早已出现，这进一步拉近了鸟类与恐龙的距离。在此之后，Gao et al.（2012）描述了第二件寐龙标本，该标本与正型标本一样呈现出睡眠的姿势，作者对这件标本进行了组织学研究，结果表明，虽然这件标本展现出较多的幼年个体的特征且体型较小，但该标本为一个成年个体，其组织学特征与一些更大的以及更为原始的恐龙类似。

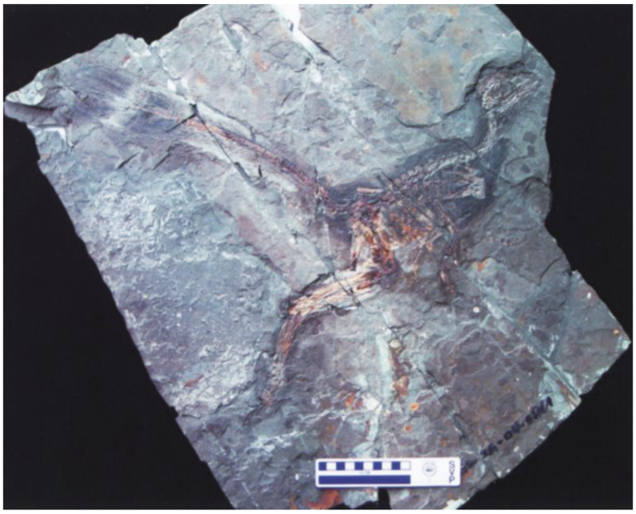
2005年，季强等学者描述了产自下白垩统花吉营组的一件保存有羽毛的化石，建立了新属种华美金凤鸟（*Jinfengopteryx elegans*）。系统发育分析结果显示华美金凤鸟是始祖鸟的姊妹类群，研究者指出华美金凤鸟与始祖鸟具有一系列的相似特征（例如：三角形轮廓的头骨，基部圆锥形没有锯齿的牙齿等），这些特征强烈表明，华美金凤鸟与始祖鸟是姊妹类群关系，但同时研究者指出华美金凤鸟相较于始祖鸟具有一些更为原始的特征（例如较短的前肢），因此研究者认为华美金凤鸟应该是比始祖鸟更加原始的鸟类，是当时世界上发现的最早的鸟类。但是随后的进一步研究表明华美金凤鸟并非最原始的

鸟类而应属于伤齿龙科，这使得金凤鸟化石成为了伤齿龙类也具有羽毛的直接证据。

Shen et al.（2017）描述了一件新的产自陆家屯地区义县组中的保存精美的伤齿龙类化石，并根据其独特的特征建立了新属种辽宁大连龙（*Daliansaurus liaoningensis*），辽宁大连龙的发现为我们了解伤齿龙的形态学特征进一步添砖加瓦。研究者对辽宁大连龙进行了系统发育分析，结果表明，大连龙与之前在同一地层中发现的寐龙、曲鼻龙、中国猎龙共同组成了一支系，具有较近的亲缘关系，研究者结合系统发育分析与形态学对比建立了一个新的亚科中国猎龙亚科（Sinovenatorinae）。这表明，热河生物群中发现的伤齿龙类在演化上存在较为密切的关系，它们代表着伤齿龙类在白垩纪早期东亚地区的一次辐射演化。

21世纪以来中西部地区的新发现

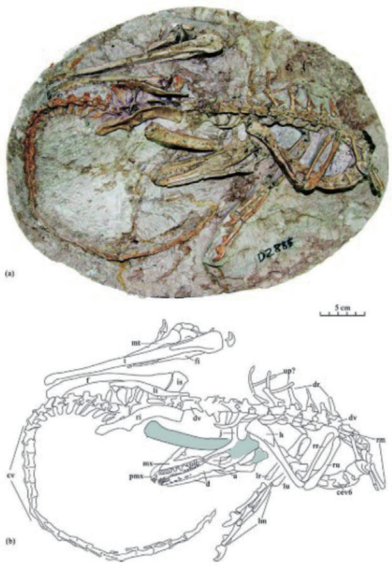
21世纪以来，在我国的中部以及西部地区又陆续发现了一些重要的伤齿龙类化石。2011年，徐星等学者描述了一件来自乌兰素海组的新的伤齿龙类化石，建立新属种谭氏

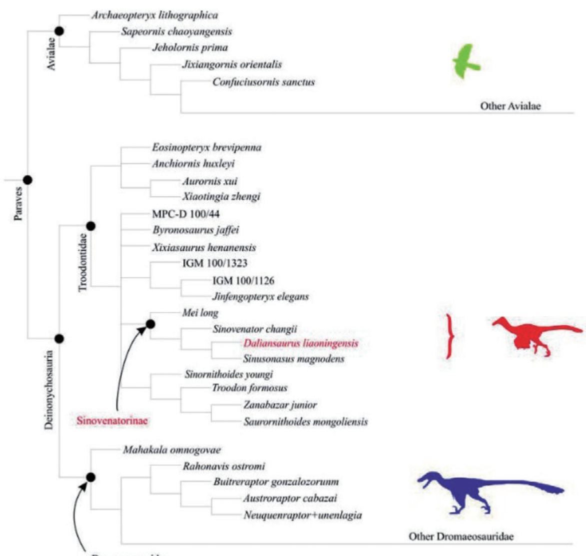


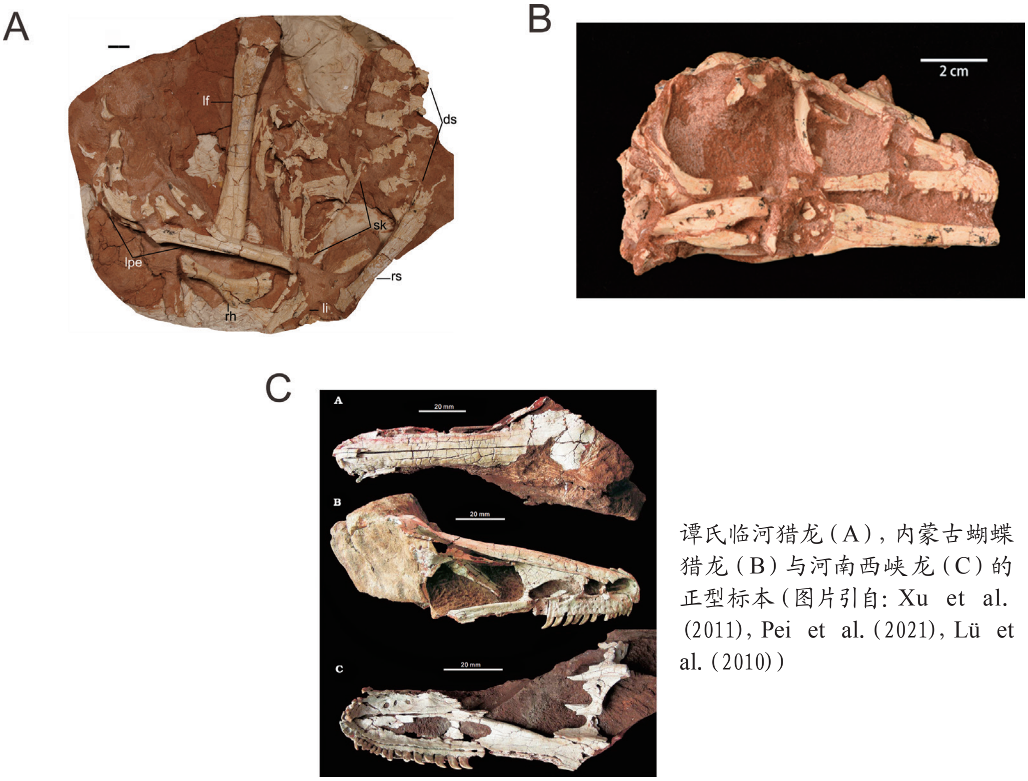


华美金凤鸟的正型标本（上）与骨骼复原图（下）（图片引自：Ji and Ji (2007),Paul (2016)）

辽宁大连龙的正型标本（左）与基于其的系统发育分析结果（右）（图片引自：Shen et al.（2017））







谭氏临河猎龙（A），内蒙古蝴蝶猎龙（B）与河南西峡龙（C）的正型标本（图片引自：Xu et al.（2011），Pei et al.（2021），Lü et al.（2010））

临河猎龙（*Linhevenator tani*）。临河猎龙兼具进步与原始的伤齿龙类的特征，但系统发育分析结果表明其属于进步的伤齿龙类。它具有与驰龙类一样特化的第二趾，同时具有相较于其他伤齿龙类而言更为短粗的肱骨。它的发现表明，进步的伤齿龙类独立演化出了与驰龙类相似的特化的第二趾，同时，在伤齿龙类的演化过程中前肢经历了一个显著缩短的演化历程。Pei et al.（2021）描述了另一件产自乌兰素海组的伤齿龙类化石，建立了新属种内蒙古蝴蝶猎龙（*Papiliovenator neimengguensis*），与其他白垩纪晚期的伤齿龙类不同，蝴蝶猎龙具有较短的吻部，系统发育分析表明，蝴蝶猎龙相较于其它晚白垩世的伤齿龙类而言较为原始。蝴蝶猎龙的发现增进了我们对于戈壁地区伤齿龙类多样性的了解。吕君昌等学者（2010）描述了一件产自上白垩统马家村组的伤齿龙类化石，建立新属种河南西峡龙（*Xixiasaurus henanensis*），西峡龙是目前我国中部地区唯一发现并命名的伤齿龙类，其形态特征与蒙古地区晚白垩世的伤齿龙类较为相近，可能具有一定的亲缘关系。西峡龙的发现进一步扩大了我国伤齿龙类化石的已知地理分布范围，同时也为我们了解白垩纪晚期东亚地区伤齿龙类的古生物地理创造了条件。

综上所述，20世纪80年代至今，伴随着数量众多的伤齿龙类化石的不断发现，我国逐步成为伤齿龙类化石的重要产出国，这些化石时间上横跨早白垩世与晚白垩世，地域上遍布我国的东北、西北以及华中地区，同时它们各自展现出了一系列与众不同的特征，它们的发现毫无疑问极大地丰富了我们对于这一曾经神秘的兽脚类恐龙的认识。这些发现让我们认识到，伤齿龙类与鸟类一样具有羽毛，也具有与鸟类相似的行为，这拉近了伤齿龙类与鸟类的联系，为鸟类恐龙起源说贡献了中国的力量。伴随着中国古生物学的不断发展，化石发掘工作的进一步深入，以及一系列新技术的引入，相信我国未来还会有新的伤齿龙类化石不断被发现，我们对于这一类与鸟类亲近的恐龙的演化故事的了解一定会进一步深入。

作者单位：沈阳师范大学古生物学院